Neuroptera.

Eine historisch-systematische Übersicht

von Professor **Leopold Krüger**, Stettin.

II. Phylogenetische Umgrenzung der **Echten Neuropteren:** ***Neuropteroidea*** **Hdl.**

Zugleich eine Würdigung der zielgebenden Arbeiten von Handlirsch.

Hierzu Tafel I.

Alle älteren Versuche einer systematischen Einteilung der Insekten im allgemeinen, wie der Neuropteren im besonderen, legten den Gedanken der Unveränderlichkeit der Arten und somit auch der großen Gruppen ihrer Betrachtung zugrunde. Die Arten waren als solche von Anfang da, und die Gruppen waren als das Werk der Natur einmal fertig hingestellt und unverändert erhalten geblieben. Die Aufgabe der Systematiker bestand darin, Natürlichkeit und innere Geschlossenheit der Gruppen nachzuweisen. Das geniale, fast mehr intuitive als wissenschaftliche Werk Linnés konnte weder durch des Fabricius mühsame Arbeiten, noch durch umfangreichere und geklärte Einsichten Latreilles, auch nicht durch die kritischen Arbeiten und sicheren Urteile Brullés und Erichsons von Grund aus umgestaltet werden. Nur Umfang der Ordnungen und die Bewertung der Merkmale erlitten Änderungen. Das Suchen nach einem natürlichen System erwies sich erfolglos, da ein allgemein leitender Gedanke, der einen Einblick in die natürliche Verwandtschaft gestattete, fehlte.

Diesen leitenden Faden glaubte Burmeister in genialer Auffassung der Natur als eines Wesens gefunden zu haben, das auf Grund einer in den lebenden Körpern ruhenden Kräftesonderung nach mehrfachen Richtungen organische Wesen in linearer Folge zu immer höherer Vollkommenheit bis zum Endziele der vollkommenen Idee hervorgebracht hatte. Hierbei blieb es zweifelhaft und unklar, ob und wie und warum diese Wesen ein jedes für sich, wenn auch im Rahmen der Idee, oder eins aus dem andern von der niedrigsten Stufe bis zur höchsten hinauf entstanden sei. Er vereinigte die schon halb in Gruppen aufgelösten *Neuroptera* L. wieder und verknüpfte sie mit den *Orthoptera* zu einer großen Ordnung *Gymnognatha*, in der er einen solchen Gedanken in aufsteigender Linie auf das vortrefflichste verwirklicht sah. Burmeister stand in der Tat vor der richtigen Eingangstür, aber er hatte nicht den richtigen Schlüssel.

Burmeister hat selber durch seine vorzüglichen Untersuchungen am meisten dazu beigetragen, daß das von ihm spekulativ ent-

worfene natürliche System als unmöglich erkannt wurde, daß ein Nachweis der natürlichen Verwandtschaft auf Grund der bisher gebrauchten Methoden und Mittel unmöglich war.

Alle Systeme erwiesen sich als gewollte oder ungewollte künstliche Gruppierungs- oder gar Bestimmungstabellen, wie sie noch heute oft mit dem Anspruch eines natürlichen Systems fabriziert werden.

Mit dem Bekanntwerden und der Annahme der darwinistischen Anschauungen versuchte man wie in der allgemeinen Systematik auch in der Entomologie Entwicklungsreihen aufzustellen und danach ein nunmehr wirklich natürliches System zu gewinnen. Hierbei legte man jedoch zunächst die rezenten Gruppen zugrunde und konstruierte infolge Unkenntnis der wirklichen Ahnen und Stämme solche mit gemutmaßten Merkmalen, dann legte man auch einzelnen rezenten Gruppen einen altertümlichen Wert bei, und so entstanden hypothetische Stammbäume, die aber nur interessante Vorstellungen ihrer Baumeister waren, nicht aber, wie wir heute ziemlich sicher erkennen, das Bauwerk der Natur. Ihnen fehlte zweierlei: erstens die wirkliche natürliche Grundlage, zweitens das Kriterium der Entwicklung und Verwandtschaft.

Es ist nicht die Aufgabe dieser Arbeit, diese Stammbäume zu schildern oder zu kritisieren, wenn auch die Stellung der Neuropterengruppen in ihnen eine interessante Beleuchtung erfahren würde. Fortschritte sind dabei nicht herausgekommen, wenn man von negativen Resultaten und den Arbeiten Brauers absieht. Als allgemein entomologisches Kapitel sind sie von Handlirsch gezeichnet und gewürdigt worden. Vielmehr soll hier sofort die von Handlirsch in so vortrefflicher Weise auf Grund eines überraschend umfangreichen paläontologischen Tatsachen-Materials aufgestellte phylogenetische Systematik, also die Übersicht des natürlichen Systems, soweit sie die Neuropteren-Gruppe betrifft, dargestellt werden, um sie für die weitere systematische Bearbeitung der Neuropteren-Familien zugrunde zu legen.

Das Werk von Handlirsch:

A. Handlirsch. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 1906—1908.

ist von so grundlegender und hervorragender Bedeutung, daß heute kein Entomologe ohne Kenntnis dieser Arbeit an wissenschaftliche systematische Fragen herantreten kann. Das Studium der Neuropteren im besonderen ist ohne die Untersuchungen und Schlußfolgerungen von Handlirsch ganz unmöglich, da durch sie erst die Beziehungen und Nichtbeziehungen zu den mit ihnen seit Linné zukammengekoppelten Gruppen geklärt werden. Es erscheint daher

notwendig, in meiner historisch-systematischen Übersicht der Neuropteren, die als Einleitung einer systematischen Bearbeitung der Neuropteren gedacht ist, eine, wenigstens soweit es diese Arbeit zunächst verlangt, einleitende Schilderung der zum großen Teil durchaus neuen und selbständigen Gedanken von Handlirsch zu geben. Hierbei soll sofort betont werden, daß eine oft wörtliche und umfangreiche Wiedergabe seines Textes (ohne ausdrückliche Seitenangabe) nicht zu vermeiden, vielmehr zum klaren Verständnis notwendig ist; eine absichtliche Umschreibung könnte nur das Verdienst dieses Forschers herabzusetzen geeignet sein. Zugleich ergibt sich hier eine schöne Gelegenheit, viele Entomologen mit dem umfangreichen Werke so bekannt zu machen, daß sie dadurch den Ansporn erhalten, sich weiter damit zu beschäftigen.

In einigen kleineren Schriften hat er kurze Übersichten, Auszüge, Zusammenfassungen und Ergänzungen gegeben. Ich nenne die mir durch seine freundliche Mitteilung bekannt gewordenen und hier ebenfalls benutzten Arbeiten:

A. Handlirsch. Die Bedeutung der fossilen Insekten für die Geologie.
Mitteil. d. Geolog. Gesellsch. Wien. III. 1910.

A. Handlirsch. Einige interessante Kapitel der Paläo-Entomologie.
Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien. 1910.

A. Handlirsch. Über fossile Insekten.
I. Congrès International d'Entomologie. Bruxelles. 1910.

A. Handlirsch. Über einige Beziehungen zwischen Paläontologie, geographischer Verbreitung und Phylogenie der Insekten.
The Transact. of the second Entomol. Congress. 1912.

Handlirsch hat seine bewundernswerte Arbeit zunächst auf völlige Voraussetzungslosigkeit gestellt, durch keine herrschende Hypothese beeinflußt. Bis dahin bestand bei fast allen Forschern, soweit sie entwicklungsgeschichtlich dachten, die Hypothese, daß die geflügelten Insekten, *Pterygogenea*, von bereits landbewohnenden ungeflügelten Tracheaten (*Thysanuren, Campodea, Myriopoden, Peripatus*) abstammen. Auch hiervon sah er ab, obwohl er in seinem Lehrer Friedrich Brauer einen tiefgründigen Vertreter dieser Ansicht als Vorgänger seiner Studien hatte.

Eine besondere Betrachtung der Beziehungen der Pterygogenen zu den Apterygogenen und ihre Abstammung von den Trilobiten, beides nach Handlirsch, liegt außerhalb des Zweckes meiner Arbeit.

Seine Untersuchung ging von eigener und gründlichster Arbeit aus, indem er von dem Typus jeder lebenden Gruppe die Speziali-

sierungen in Abzug brachte, um so das Primäre, Ererbte, von dem Sekundären, Erworbenen, zu unterscheiden.

Als Resultat ergab sich eine hypothetische Urform, das Protentomon Mayer-Handlirsch, ohne Ähnlichkeit mit den oben erwähnten Apterygogenen, aber von weitgehender Übereinstimmung mit den ältesten bekannten fossilen Insekten, den *Palaeodictyoptera* Goldenberg.

Somit lag für ihn die Notwendigkeit und Möglichkeit vor, den Stammbaum der (geflügelten) Insekten auf die tatsächlich in den ältesten insektenführenden Schichten vorkommenden *Palaeodictyoptera* zu gründen. Aus ihrer Organisation und ihren Gruppen gelang es ihm, sämtliche fossilen und rezenten Insektengruppen polyphyletisch abzuleiten.

Im Palaeozoicum (Cambrium, Silur, Devon, Carbon, Dyas-Perm) dehnte sich ein großer Kontinent auf der nördlichen Halbkugel von Europa über Asien bis nach Nordamerika aus; sein Klima war überall feucht, mild und frostfrei; es war wohl tropisch zu nennen und gestattete den damaligen Insekten in diesen Gegenden eine langsame, gleichförmige, amphibiotische Entwicklung von der imagoähnlichen Larve bis zur Imago, eine allmähliche Weiterbildung aller inneren und äußeren Organe bis zur Reife, ohne daß Unbilden der Witterung sie hemmend beeinflußten. Keine durch den Wechsel von Jahreszeiten, Kälte-, Regen- und Dürrezeiten bedingte abgekürzte Vegetations- oder Fraßperiode veranlaßte sie, ihre Heterometabolie zugunsten einer Holometabolie mit einer in eine Puppenruhe verlegten abgekürzten Bildung der Flügel und sämtlicher übrigen inneren und äußeren Organ-Neubauten aufzugeben. Dies Tropenklima gestattete die Bildung großer, sogar abenteuerlich großer Carboninsekten. Armlange libellenähnliche und handlange eintagsfliegenähnliche weitspannende Tiere belebten die Ufer der Sumpfgewässer und die Lichtungen der Farn- und Schachtelhalmwälder der Steinkohlenzeit. Kleine Formen fehlten vielleicht gänzlich. Sie führten zum Teil ein Räuberleben, und erst im oberen Carbon und unteren Perm starb diese niedrig organisierte Gruppe der Palaeodictyopteren aus; nun erst traten höher organisierte Formen von geringerer Größe auf. Aus einem südlichen Kontinent sind keine Palaeodictyopteren bekannt, so daß also der Nordkontinent als ihre Heimat oder ihr Entwicklungszentrum gelten muß. Und da aus den praecarbonischen Ablagerungen keine Insekten bekannt sind, müssen die carbonischen *Palaeodictyoptera* als für uns älteste und ursprünglichste Insekten betrachtet werden.

Protentomon Mayer-Handlirsch.

Um die aus den fossilen Funden bekannte Organisation als eine niedere, ursprüngliche würdigen zu können, ist es nötig, zunächst die von Mayer-Handlirsch konstruierte hypothetische Grundform der Insekten, das *Protentomon*, wenigstens in einigen Zügen zu betrachten. Daß bei einer eingehenden Untersuchung das Flügelgeäder von wesentlicher Bedeutung ist, erklärt sich natürlich daraus, daß in den Fossilien eben hauptsächlich die Abdrücke der harten Flügeladern erhalten sind und uns leiten müssen.

Kopf mittelgroß mit seitlichen Komplexaugen und 3 Ocellen. Fühler einfach mit gleichen Gliedern. Mundteile orthognath, kauend, mit tasterlosen Mandibeln, getrennten Maxillen aus je 2 Kauladen und 1 Taster und ebensolchem 2. Maxillenpaar oder Labium, d. h. gespaltenem und jederseits 3teiligem Labium.

Thorax aus 3 fast gleichen Ringen bestehend mit 3 gleichartigen Laufbeinpaaren.

Prothorax mit flügelartigen seitlichen Anhängen.

Meso- und Metathorax mit je 1 Flügelpaar.

Flügel vertikal beweglich, ruhend horizontal, Basis breit, beide Paare gleich groß und gleich geformt, schlank, gleichartig derbhäutig.

Hauptadern aus 2 Tracheenhauptstämmen des Thorax durch halbröhrenartige Chitinverdickungen der anliegenden Ober- und Unterseite des Flügels entstanden.

Dem vorderen Stamme gehören die einfache Costa und Subcosta, der einfache Radius mit seinem mehrfach verzweigten Radiussektor und die zunächst einfachgegabelte Media an.

Dem hinteren Stamme gehören der einfach gegabelte, sonst aber verzweigte Cubitus und die fast einfachen Analadern an.

Beides ist entsprechend dem von Comstock und Needham aufgestellten Geäderschema.

Die Queradern sind aus Zweigen oder nur aus Verdickungen ohne Gesetzmäßigkeit, sozusagen nach Bedarf entstanden.

Abdomen aus 11 ähnlichen Ringen bestehend, 10 mit je 1 Paar beweglicher Beine, die nicht mehr dem Laufen dienten, sondern der Atmung und andern Zwecken, das 11. mit gegliederten fühlerartigen Anhängen: Cerci; wahrscheinlich am 8. und 9. Sternit Gonapophysen: äußere Sexualhilfsorgane, Styli.

Palaeodictyoptera Goldenberg, nec Scudder.

Die in den paläozoischen Schichten gefundenen, also ältesten und ursprünglichsten Insekten entsprechen nun tatsächlich diesem

hypothetischen Urinsekt *Protentomon*. Von ihnen werden die einfachsten und niedrigsten durch Goldenberg-Handlirsch als älteste Insektenordnung, als Stammordnung sämtlicher weiteren fossilen und rezenten Insektengruppen unter dem Namen *Palaeodictyoptera* Goldenberg zusammenfaßt. Ihre Kennzeichen kommen in gleicher Zusammenstellung bei keiner andern Gruppe wieder vor, einzelne bei dieser oder jener. Sie sind nach Handlirsch die folgenden und stimmen mit den oben für *Protentomon* gegebenen befriedigend überein.

Kopf mittelgroß, rund, Fühler einfach, Mundteile kauend.

Thorax bestehend aus 3 ähnlichen Ringen; Prothorax oft mit flügelartigen kleinen Anhängen; Meso- und Metathorax mit je 1 Flügelpaar.

Flügel nicht faltbar, nur vertikal beweglich, in der Ruhe horizontal ausgebreitet und nicht über den Hinterleib zurücklegbar.

Geäder ursprünglich und ohne auffällige Spezialisierung. Beide Flügelpaare fast homonom.

Costa marginal. Subcosta einfach, ohne Verbindung mit Costa oder Radius, bis etwa zur Flügelspitze reichend, ohne Pterostigma.

Radius einfach, parallel der Subcosta, ohne Verbindung mit ihr. Radius mit einem Radiussektor, der zwischen Basis und Flügelmitte abzweigt und nach hinten selber Äste abzweigt.

Media dem Radius ähnlich in einen oft einfachen Vorderast und einen Hinterast geteilt, welcher letztere selber nach hinten Äste abzweigt.

Cubitus wieder ähnlich der Media gebaut.

Analadern bogenförmig zum Hinterrand, ohne Ausbreitung in einem etwa vergrößerten fächerartigen Analfeld.

Queradern zahlreich und kräftig ohne gesetzmäßige Anordnung.

Beine homonom, mittelgroß, kräftig, zum Laufen geeignet mit weniggliedrigen Tarsen.

Abdomen mittelstark aus 10 gleichartigen Ringen. oft mit tracheenkiemenähnlichen Erweiterungen, einem 11. Ringe mit verlängerten Cercis und dem Telson. Am 8. oder 9. Ringe ventrale Anhänge, die sich als Gonapophysen deuten lassen.

Auch Larven, die der Imago ähnlich sind und allmählich entwickelte Flügel haben, wurden gefunden, so daß die Heterometabolie für die *Palaeodictyoptera* ebenfalls nachgewiesen wurde.

Ursprüngliche Charaktere.

Teils für die Abstammung der *Pterygogenea*, der geflügelten Insekten, von älteren Tierformen: den silurisch-devonischen Trilobiten und für die Kenntnis und Erklärung von Bau und Lebensweise der Carbon-Insekten, teils für die grundsätzliche Entscheidung über primäre und sekundäre Erscheinungen und die Abstammung jüngerer und höherer Insekten von den Carbon-Insekten untersucht Handlirsch ausführlicher eine Reihe von Fragen, die heute auch noch von großer Bedeutung für Leben und Bau der Insekten sind.

Danach war die Haltung der Flügel bei den *Palaeodictyoptera* ursprünglich, d. h. die Flügel waren horizontal, vertikal beweglich, aber nicht nach hinten zurücklegbar, während die Faltung der Flügel in der Ruhelage über dem Abdomen als Erwerbung höherer Formen, die er als Übergangsordnungen zu den heutigen Insektenordnungen aufstellt, zu betrachten ist. Hieraus ergibt sich die wichtige Folgerung für die *Neuroptera* L., daß die Pseudoneuropteren (*Odonata* und *Ephemeridae*) durch ihre ursprüngliche Flügelhaltung den Urinsekten näher stehen, während die echten Neuropteren (*Sialidae*, *Raphidiae* und *Hemerobidae* Erichs.) durch ihre erworbene dachförmige Flügelhaltung sich weit von den Urinsekten entfernen und auch in dieser Beziehung nichts mit den Odonaten und Ephemeriden gemeinsam haben.

Weiter bringt er einen überzeugenden indirekten Beweis für die amphibiotische Lebensweise der *Palaeodictyoptera* und eines Teiles der zu heutigen Ordnungen hinüberleitenden Übergangsordnungen. Wenn auch keine als Kiemen dienenden abdominalen Gliedmaßen bei *Palaeodictyoptera*-Larven und Larven der Übergangsordnungen gefunden worden sind, so hat man doch solche bei einer Imagoform einer Übergangsordnung (*Megasecoptera*) und bei echten fossilen Ephemeridenlarven gefunden; und da nun die morphologisch niedrigen Odonaten und Ephemeriden primär amphibiotisch sind, ebenso die Perliden und unter den echten Neuropteren nur die unbedingt niedrigstehenden Sialiden und Sisyriden, während höhere Insekten erst senkundär amphibiotisch, d. h. mit Kiemen, die nicht aus Extremitäten hervorgegangen sind, leben (wie Phryganiden, Dipteren u. a.), so durfte Handlirsch wohl mit Recht den Schluß ziehen, daß die Stammgruppe *Palaeodictyoptera* amphibiotisch lebte und damit auch nach seiner Ableitungshypothese von Trilobiten abstammt.

Endlich erörtert er die Frage der Ernährungsweise der *Palaeodictyoptera* und Übergangsordnungen, indem er wiederum indirekt diese als carnivor nachweist. Es läßt sich zunächst aus

der Form der Mundteile nicht die Verschiedenheit der Kost entnehmen. Immerhin aber wäre der Schluß unberechtigt, daß die noch nicht spezialisierten Urinsekten phytophag gewesen sein müssen, da die morphologisch niedrigen, ja im Thorax z. B. noch heute recht ursprünglich gebauten Ephemeriden wenigstens im Larvenstadium carnivor sind und doch in diesem Stadium keine typischen „Räuberwerkzeuge" haben, wie sie sich in einem frei beweglichen und verlängerten Kopf und Prothorax und in Fangbeinen charakterisieren würden. Es bliebe somit immer noch die Möglichkeit übrig, daß die Larven und Imagines der *Palaeodictyoptera* eine ephemeridenähnliche Lebensweise geführt haben. Ja! es läßt sich bei ihnen als ursprünglichen Formen erstens natürlich eine Spezialisation für Räuberhandwerk überhaupt noch nicht erwarten, und zweitens dürfte ihnen, wie noch heute unsern Insekten, die Kryptogamenwelt kaum ein schmackhaftes Futter geboten haben. Sie nahmen wohl wehrlose, träge oder tote tierische Kost zu sich, und in dieser Voraussetzung müßten sich erst bei Nachkommen von ihnen Räuberwerkzeuge entwickelt haben, wie sie denn auch in der Tat bei allen von ihnen abgeleiteten palaeozoischen Übergangsordnungen den niedrigen mesozoischen und niedrigeren rezenten Ordnungen oder wenigstens niedrigeren Familien höherer rezenter Ordnungen gefunden werden. Fast alle direkten palaeozoischen und mesozoischen Nachkommen der Übergangsordnungen und diese selber sind nachweislich carnivor: Protorthopteren und Mantiden, Protoblattiden und die ersten Blattiden, Protodonaten und Odonaten, Protephemeriden und Ephemeriden, Protohemipteren, Perlarien, Sialiden, Raphidien, Neuropteren Hdl., Megasecopteren und Panorpaten. Phytophage Insekten stellen erst eine weitere Spezialisation dar, die sich in der Hauptsache erst an das Auftreten der angiospermen Pflanzen anschließt. Es dürfte danach wohl der Schluß Handlirschs richtig sein, daß wenigstens alle *Palaeodictyoptera* carnivor waren.

Evolution aus ursprünglichem, plastischem Stoff.

Die *Palaeodictyoptera* verschwinden plötzlich am Ende der Carbonzeit, und Handlirsch zieht daraus den Schluß, daß sie eine abgeschlossene Stammgruppe bilden, die ausgestorben ist, deren ursprüngliche Charaktere einzeln noch bei modernen Gruppen auftreten, aber nie mehr in ihrer Gesamtheit, so daß sie in keine der heute lebenden Ordnungen eingereiht werden können. Andererseits war es Handlirsch möglich, aus ihnen zwanglos durch Vermittlung von höheren Formen des Obercarbon mit deutlichen Anklängen an moderne Typen sämtliche höheren Ordnungen abzuleiten.

Diese Ableitung ist nun für die Gewinnung des wirklichen Begriffes *Neuroptera* und für die endgültige Beurteilung der von den früheren Systematikern gewonnenen Neuropteren-Gruppen und ihrer Verwandtschaft oder Nichtverwandtschaft von entscheidender Bedeutung. Wir gewinnen damit eine feste Grundlage, sichere Kriterien, um ein unantastbares Urteil fällen zu können. Hierdurch erst erklärt sich die Unmöglichkeit des Gelingens der älteren systematischen Versuche wie auch die selbst noch den vortrefflichen Arbeiten Brullés und Erichsons anhaftende Unsicherheit. Andererseits zeigt sich dabei, wie tief Burmeister seine Aufgabe durchdacht hatte, wie er tatsächlich eine bestehende Verwandtschaft aufdeckte, die er aber sozusagen in den Wipfeln suchte, aber nur in den Wurzeln finden konnte, die ihm unbekannt waren. Seine Gymnognathen sind ein ehrendes Denkmal seiner genialen Einsicht.

Es muß hier noch einmal darauf hingewiesen werden, wie roh und grob gedacht die Abstammungslehre früherer Zeiten im Grunde war. So sollten nach Burmeister die *Neuroptera* in der Reihe der Gymnognathen der Gipfel der hier von der Natur verfolgten Idee sein, indem aus oder nach der unvollkommenen Form der Orthopteren durch Vermittlung der aquatilen Durchgangsformen der Perliden, Odonaten und Ephemeriden die Endform der Gymnognathen: die Neuropteren entstand; oder noch gröber ausgedrückt, sollten aus Heuschrecken Libellen und aus diesen Ameisenjungfern entstanden sein. Viel feiner waren die übrigen, später aufgestellten Entwicklungsreihen auch nicht: immer sollten Insekten von anderen Insekten bestimmter Prägung oder Spezialisierung abstammen, wobei dann die in der Stammgruppe schon vorhandene Spezialisierung hätte aufgegeben werden müssen zugunsten einer völlig verschiedenen, nach anderer Richtung geleiteten neuen Spezialisation. Man stelle sich einmal vor, wie die Odonaten mit ihren auf freien kühnen Flug gegründeten Raubtier-Spezialisationen, die sogar schon in ihren unzweifelhaften Vorfahren, den Protodonaten, vorhanden waren, zunächst in fast, nein! in allen Teilen ihres Körpers zurückgebildet werden müßten, wenn aus ihnen Sialiden, Raphidien, Osmyliden, Myrmeleoniden, Chrysopiden, Hemerobiden entstehen sollten mit ebenfalls Raubtier-Spezialisationen, die aber auf die so ganz andere Basis eines langsamen, geradezu schwerfällig unvollkommenen Flatterns gestellt sind. Das ist einfach Unsinn.

Derartig weitgehende Ausbildungen der gesamten Organisation können nur aus noch nicht spezialisierten, noch indifferenten Formen hervorgehen, die abänderungsfähig sind wie eine plastische Masse. Dieser indifferente, plastische Typus hat nun, wie Hand-

lirsch gezeigt hat, tatsächlich in den *Palaeodictyoptera* des Palaeozoicums bestanden. Wenn sie selber auch schon einen gewissen Grad der Herausbildung aus noch einfacheren Formen ihrer Vorzeit zeigen, so sind sie doch nach den vorliegenden Funden noch so ursprünglich, daß jeder äußere Anstoß sie beeinflussen mußte und ihnen nach irgendwelchen Richtungen hin einen besonderen Charakter aufdrücken konnte und mußte.

Drei Faktoren der Evolution.

Der Aufenthalt, der Bewegungszwang, die Nahrung, die Erwerbung derselben, die Flucht vor Feinden, alles im Wasser, mußten besonders bei wechselnden Wasserverhältnissen alle Teile des Körpers umgestalten, hier so und anderwärts anders. Dauernde Beeinflussung der Anpassungen machten diese einseitig, und solche Spezialisierungen wurden zu dauernden Organisationen, die sich nun natürlich vererbten, da sie die gesamte innere Organisation, also auch das Keimplasma umgestalteten. Der Übergang vom Wasserleben zum Landleben, gezwungen oder freiwillig, in früherem oder späterem Entwicklungsstadium, gab eine neue mächtig fließende Quelle anderer Spezialisierungsmöglichkeiten, vor allem für die Flügel, deren Gebrauch oder Nichtgebrauch im Leben auf oder über dem Erdboden und in der freien Luft oder im Gebüsch von ausschlaggebender Bedeutung werden mußte.

Die Zahl der Möglichkeiten, ihrer Kombinationen und der durch Korrelation der Organe bedingten Fälle ist unbegrenzt, und es ist wohl sicher, daß im Palaeozoicum bei der vorhandenen Bildungsfähigkeit sich außer den uns bekannten Formen noch zahlreiche andere sich gebildet haben, von denen allen dann, neben zahlreichen ausgestorbenen Gruppen, zunächst die heterometabolen Vorordnungen und endlich unsere rezenten heterometabolen Ordnungen ihren Ausgang genommen haben. Die im Laufe der geologischen Perioden neu auftretenden Verhältnisse: Land- und Wasserverteilung, Klimaveränderungen, Bodenzusammensetzung, Umbildung der Kryptogamen in Phanerogamen: Gymnospermen, Wind- und Insektenangiospermen führten die Spezialisierung fort, so daß die Differenzierung in Familien, Gattungen und Arten bis zur Mannigfaltigkeit der Neuzeit erreicht wurde.

Daß die Organismen abänderungsfähig sind, unterliegt keinem Zweifel, ebensowenig, daß von außen wirkende Kräfte Abänderungen bewirken. Wo also neue Kräfte, d. h. neue äußere Einwirkungen dauernd auftreten, müssen Beeinflussungen der organischen Wesen stattgefunden haben, d. h. Abänderungen.

Von solchen Erwägungen ausgehend, führt Handlirsch alle Abänderungen direkt oder indirekt auf äußere Einflüsse zurück, auf 1. den Faktor der physikalisch-chemischen Möglichkeit. Auch die Kreuzung der Arten, die Entstehung und Weiterwirkung von teils nützlichen, teils gleichgültigen, teils schädlichen Bildungen, durch Gebrauch oder Nichtgebrauch entstehende Neubildungen, Reduktionen, Funktionswechsel, alle Anpassungen, auch solche sekundärer Art wie korrelative, die infolge einer entstandenen Disposition weiter fortschreitende oder auch stabil bleibende Neubildung gehören zu diesem äußeren Faktor der physikalisch-chemischen Möglichkeit. Maßgebend für die Größe der Wirkungen sind natürlich die Dauer und Stärke oder Wiederholung des Einflusses, weiter die von Darwin etwas einseitig betonte Selektion, die Auswahl des Passendsten oder Stärksten, das Aussterben von Gruppen. Die notwendige Bedingung für die dauernde Erhaltung der Neubildungen ist die Erblichkeit, und eine unendlich oft wirkende Ermöglichung von Neubildungen passender oder unpassender Formen ist der Zufall. Beide: Erblichkeit und Zufall sind für Handlirsch daher der 2. und 3. Faktor, der die Evolution der Organismen reguliert.

Terrestrische Übergangsordnungen.

Während nun die *Palaeodictyoptera* eine große Einfachheit der Gesamtorganisation aufweisen, die sich besonders in dem noch nach keiner Richtung hin spezialisierten, weder vereinfachten noch vervielfältigten, lokal weder nach Richtung noch Gestalt der Adern veränderten Geäder ausspricht, zeigt uns Handlirsch, wie bereits im mittleren Obercarbon einfache Formen auftreten, die nach mehreren Richtungen hin durch wenige, aber deutlich sichtbare Merkmale spezialisiert sind und dadurch eine Differenzierung von typischen Einzelgruppen bewirken. Diese Gruppen haben bereits spezifische Merkmale von so entscheidendem Werte, daß Handlirsch sie als Ordnungen betrachten konnte. Aber auch diese Ordnungen stimmen noch nicht mit unsern rezenten Ordnungen überein, obgleich sie zum Teil deutliche Hinweise auf diese besitzen. Daher nennt Handlirsch diese Ordnungen Übergangsordnungen und kennzeichnet sie durch das Vorwort prot(os). Sie sind sämtlich bald danach erloschen, aber auf sie sind unsere heutigen Ordnungen zurückzuführen, sie sind die aus der Stammordnung der *Palaeodictyoptera* hervorgewachsenen, also verwandten Wurzeln aller rezenten Stämme, rücken aber schon selber sofort durch ihre verschiedenen Spezialisierungsrichtungen auseinander und stammen schon nicht eine von der anderen ab, so daß die

aus ihnen später hervorgegangenen rezenten Ordnungen erst recht überhaupt keine unmittelbare seitliche Verwandtschaft zu- oder gar Abstammung voneinander haben. Hier liegt der Fehler aller früheren systematischen, natürlichen Verwandtschaftsspekulationen, wie sie besonders von Burmeister, aber auch noch von den späteren Forschern entwickelt wurden.

Während die *Palaeodictyoptera* höchstwahrscheinlich sämtlich noch amphibiotisch waren, hat sich in 2 dieser Entwicklungsreihen: in den Übergangsordnungen der *Protorthoptera* und der *Protoblattoidea* ein Übergang zu einer rein terrestrischen Lebensweise vollzogen. Gleichzeitig haben bei ihnen die Flügel die Fähigkeit erlangt, sich nach hinten über das Abdomen zurückzulegen. Media und Cubitus sind deutlich nach bestimmten Richtungen spezialisiert, und die Analwinkel sind zu Feldern erweitert; Prothorax, Kopf und Beine zeigen sich teils ursprünglich, teils schon in der Fortbildung begriffen. Manche Formen zeigen deutlich neben noch ursprünglichen Merkmalen schon die Übergänge zu den aus ihnen hervorgehenden Ordnungen der *Orthoptera* (im alten Sinne): Locustoiden, Acridioiden, Phasmoiden, Blattoiden, Mantoiden u. a. Gruppen. Die Entwicklung schritt unter den durch die terrestrische Lebensweise so gänzlich veränderten Bedingungen so gründlich vorwärts, daß schon im Carbon der Fortschritt von Protoblattoiden zu echten Blattoiden in Hunderten von Beispielen klar sichtbar ist. Aus dieser Reihe haben sich wahrscheinlich später auch die holometabolen *Coleoptera* und *Hymenoptera* entwickelt.

Amphibische Übergangsordnungen.

Neben diesen terrestrischen Reihen setzten andere Entwicklungsreihen die amphibiotische Lebensweise der *Palaeodictyoptera* fort, ebenfalls wie beide vorigen Übergangsordnungen unter Beibehaltung der Heterometabolie. Die Fortsetzung der amphibiotischen Lebensweise schloß natürlich zahlreiche Beeinflussungen aus, die den terrestrisch gewordenen Formen eine Fülle von Spezialisierungen und Abweichungen von der Palaeodictyopteren-Organisation brachten. Und so erklärt es sich, daß diese Übergangsordnungen: die *Protephemeroidea* und die *Protodonata*, wie auch die aus diesen später hervorgegangenen Ordnungen der Ephemeroiden und Odonaten mit noch heute amphibiotischer Lebensweise, eine große Zahl ursprünglicher Merkmale haben. Am auffälligsten ist dies in der Flügelhaltung, die damals nie zu einer Zurücklegung auf das Abdomen geführt hat, noch heute meist horizontal geblieben ist und nur bei einer Gruppe der Odonaten und den

Ephemeriden vertikale Ruhestellung angenommen hat. Eine weitere Rückständigkeit zeigt sich darin, daß bei einigen rezenten Imaginalformen noch amphibische Larvenkiemen aus echten Gliedmaßen erhalten geblieben sind. Andererseits zeigen beide Übergangsordnungen sowohl Fortschritte gegen die *Palaeodictyoptera* in den Spezialisierungen der Flügel und anderer Teile, als auch die erst beginnenden Spezialisierungen besonders der rezenten Odonaten. Die Protephemeroiden zeigen schon deutlich die Schaltsektoren und langen Hinterleibsanhänge der rezenten Ephemeroiden. Die Protodonaten haben schon im ganzen den Habitus und das Geäder der rezenten Odonaten, während ihnen doch die spezifischen Flugräubermerkmale: Nodus, Stigma, Kreuzung der Adern, Dreieck noch fehlen. Selbst bei den echten Odonaten aus dem oberen Jura ist die Entwicklung noch nicht zum Abschluß gelangt, da hier zunächst noch die Kombination der rezenten Zygopteren und Anisopteren sich als Vorstadium beider Gruppen zeigt.

Außer diesen zunächst wichtigsten Übergangsordnungen unterscheidet Handlirsch noch eine Anzahl anderer, die teils durch Erlöschen blind endeten, teils die mutmaßlichen Vorfahren der ebenfalls heterometabol gebliebenen Perlarien, Embioiden und Hemipteroiden sind.

Aus den bisher betrachteten Untersuchungen Handlirschs ergibt sich wohl mit zwingender Notwendigkeit der Schluß, daß die bis hierher aufgeführten heterometabolen Übergangsordnungen und Ordnungen (dazu wahrscheinlich die holometabolen *Coleoptera* und *Hymenoptera*) sämtlich selbständig nebeneinander aus Zweigen der gemeinsamen Wurzel- oder Stammordnung der *Palaeodictyoptera*, nicht aber linear aufsteigend auseinander entstanden sind. Damit ist die Burmeistersche rezente Ordnung *Gymnognatha* endgültig gefallen und ihr verwandtschaftlicher Zusammenhang in ihre palaeozoischen Wurzeln zurückverlegt. Es folgt weiter, daß auch die früher als *Neuroptera* L. und *Pseudoneuroptera* Erichs. betrachteten Perlarien, Ephemeriden, Odonaten drei eigene selbständige Ordnungen sind, aus anderen Erwägungen, daß auch solche frühere Neuropteren-Gruppen, wie Embiden, Termiten, Psociden in gesonderte heterometabole *Palaeodictyoptera*-Ableitungen gehören, und daß damit der Begriff *Neuroptera* L. ein nur durch oberflächlichste morphologische Ähnlichkeiten bedingter, völlig falscher Begriff ist, der allerdings erst durch die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung endgültig geklärt werden konnte.

Unabhängige Abstammung der echten Neuropteren.

Es sind somit entwicklungsgeschichtlich alle diese soeben genannten Neuropteren-Formen erstens als Nicht-*Neuroptera* und eigene Ordnungen, zweitens als unmögliche Stamm- oder Übergangsformen zu den echten Neuropteren erkannt worden, da sie durch ihre Spezialisation eine durchaus andere Richtung und Entwicklung eingeschlagen haben als die echten Neuropteren.

Nun würden demnach von den *Neuroptera* L. folgende Gruppen übrig und nicht abgeleitet bleiben, die sich sämtlich durch holometabole Entwicklung auszeichnen: Sialiden, Raphidien, Hemerobiden im Sinne Erichsons, Panorpiden, Trichopteren, also die *Neuroptera* Erichsons. Wirft man einen fragenden Blick auf die noch fehlenden übrigen Insektenordnungen, so ergeben sich weiter die holometabolen Lepidopteren und Dipteren als ebensolcher Rest. Alle diese Gruppen sind holometabol.

Und es entsteht nun die dreifache Frage: von welchen *Palaeodictyoptera*-Formen stammen die *Neuroptera* Erichs., die *Lepidoptera* und *Diptera* ab, wie haben sich diese Ordnungen durch Spezialisierung voneinander differenziert und wie ist die Holometabolie entstanden? Hierbei soll daran erinnert werden, daß schon seit Leach und Erichson die Panorpiden oder wenigstens die Trichopteren für Nicht-*Neuroptera* erklärt worden sind.

Alle diese Fragen haben in ihrer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung und ihrer Lösung durch Handlirsch einen festen inneren Zusammenhang und lassen sich nicht voneinander trennen. Das Resultat ist überraschend, aber für die Abstammung der nunmehr als echte Neuropteren übrigbleibenden Gruppen leider ein nur negatives. Die Übergangsordnung zu den echten Neuropteren ist bisher unbekannt geblieben, wenn auch das Alter der Neuropteren sich als dem der Odonaten mindestens gleich erweist.

Außer den genannten und einigen erloschenen Übergangsordnungen charakterisiert Handlirsch noch eine ganz merkwürdige Ordnung: die *Megaseoptera*. Bei ihnen zeigt sich eine scharf hervortretende Tendenz zu einer numerischen Reduktion und regelmäßigen Anordnung der Queradern und zu einer numerischen Beschränkung und Eigenartigkeit der Äste der Längsadern, also eine weitgehende und auffällige Spezialisierung. Dem gegenüber schließen die horizontalen, nur vertikal beweglichen Flügel und die verlängerten Schwanzfäden sie noch eng an die *Palaeodictyoptera* an. Sie waren Schweber, ähnlich wie heute noch die Ephemeriden, und es ist wahrscheinlich, daß sie als Imagines und auch als Larven ähnlich wie die Ephemeriden lebten, also carnivor-amphibiotisch. Eine von Handlirsch beschriebene Larve mit

seitlich gerichteten Flügelscheiden wird von ihm für eine Megasecopteren-Larve gehalten, woraus noch die Heterometabolie dieser Übergangsordnung folgt.

Diese Ordnung nun hält Handlirsch für einen Übergang zu holometabolen Formen. Lameere wollte sogar alle holometabolen Insekten von ihnen monophyletisch ableiten. Dem gegenüber stellt Handlirsch fest, daß die Holometabola polyphyletischen Ursprungs sind. Die *Coleoptera* und *Hymenoptera* nehmen ihren Ursprung nach seiner Annahme aus blattidenähnlichen Formen, was hier nicht weiter zu verfolgen ist.

Die Panorpaten, Phryganoiden, Lepidopteren und Dipteren dagegen leitet er, und zwar mit den Panorpaten als erster holometaboler Vermittlungsgruppe, von diesen Megasecopteren ab, deren vereinfachtes, spezialisiertes Geäder sie erbten und weiterführten.

Die uns hier interessierenden Neuropteren verlieren demnach von ihrem alten Bestande wiederum endgültig zwei Gruppen: die Panorpaten und Phryganoiden, die durch ihre Geäderspezialisierung schon von der Zeit der *Megasecoptera*-Übergangsordnung her weit von den nun noch übrigbleibenden neuropteroiden Formen abrücken, die Handlirsch als *Neuropteroidea* bezeichnet. Sie umfassen nach ihm die *Megaloptera* (Sialiden), *Raphidiidae* und *Neuroptera* (im allerengsten Sinne Handlirschs = *Hemerobiidae* Erichs.).

Ihre Ableitung von irgendeiner Übergangsform aus dem Palaeozoicum ist noch nicht gelungen, doch muß diese noch amphibiotisch und heterometabol gewesen sein und einerseits rückwärts zu den primitiven *Palaeodictyoptera*, andererseits vorwärts teils zu den noch heute primitiven amphibischen Sialiden, teils zu den unter Beibehaltung eines primitiven Gesamtcharakters doch schon in Längs- und Queradern eigenartig spezialisierten echten Neuropteren geleitet haben.

Entstehung der Holometabolie.

Ist so die Abstammungsfrage der holometabolen Formen und für uns besonders die ganz isolierte und differenzierte Stellung der *Neuropteroidea* Hdl. festgestellt, wenn auch nicht gelöst, so ist nun weiter doch noch die alles entscheidende Frage zu lösen: Wann und aus welchen Ursachen hat sich die Holometabolie entwickelt? Um so wichtiger ist die Erwerbung der Holometabolie, da etwa $^7/_8$ unserer heutigen Insekten holometabol sind, so daß die heterometabolen Formen im Grunde heute weiter nichts sind als Reliktformen, übriggebliebene Formen einer palaeozoisch-mesozoisch antiken Vorwelt mit einer teilweise so unvollkommenen Anpassung an moderne Verhältnisse, daß wohl mit einem all-

mählichen Aussterben wenigstens einiger dieser Gruppen zu rechnen wäre, wenn nicht wie z. B. bei den Ephemeriden die Wasserlebensweise der Larve und die Übermenge der Eier ein so wirksames Gegengewicht wären, daß die Unvollkommenheit des fliegenden Tieres ausgeglichen wird. Anders bei den Odonaten, wo die zwischen dem Larven- und Imagostadium befindliche Ausschlüpfung ein geradezu hilfloses und allen Gefahren offen ausgesetztes Wesen schafft, während Larve und Imago selber von ausgesuchtester, bewunderungswerter Anpassung an ein wohlgeschütztes Räuberleben sind. Man könnte aus beiden Tatsachen den Schluß ziehen, daß Formen, die wie die Ephemeriden den primitiven *Palaeodictyoptera* näher stehen, keine Holometabolie nötig haben, während Formen, die wie die Odonaten sich durch Spezialisierung wenigstens in vieler Beziehung von den *Palaeodictyoptera* entfernt haben, sehr wohl eine Holometabolie mit geschütztem Puppenstadium gebrauchen könnten und vielleicht orthogenetisch sich noch heute ein solches erwerben könnten aus keinem andern Grunde als: Zweckmäßigkeit. Doch ist dem entgegenzuhalten, daß auch die aus einer Puppe ausschlüpfenden Schmetterlinge u. a. zunächst völlig weich und hilflos sind.

Handlirsch sucht nun auch Zeit und Ursache der Holometabolie ganz woanders.

Zunächst das Wann? Im Palaeozoicum gibt es keine einzige bekannte holometabole Form, nur heterometabole. In den obersten palaeozoischen Schichten verschwinden zunächst die *Palaeodictyoptera* völlig, sie sind erloschen, während die genannten Übergangsordnungen wenigstens z. T. noch im Perm gefunden werden. Daneben bestehen schon moderne heterometabole Ordnungen.

Im Mesozoicum ist die Fauna des Palaeozoicums nicht mehr vorhanden. Sie ist gründlich verändert, ja scheinbar eine neue Schöpfung. In der Tat ist der Charakter beider Faunen durchaus verschieden:

altertümliche, heute nicht mehr lebende Formen im Palaeozoicum —

fast nur moderne Formen, wenigstens Ordnungen, im Mesozoicum.

Und wenn auch, wie Handlirsch betont, diese große Kluft sich hauptsächlich dadurch so auffällig bemerkbar auftut, daß wir aus der obersten palaeozoischen Formation, dem Perm, und der untersten mesozoischen, der langen Trias, nur wenige Insekten kennen, so ist doch andererseits deutlich zu erkennen, daß dies nicht der einzige und entscheidende Grund ist, sondern daß inzwischen eine neue Ursache einen großen Teil der noch indifferenten Palaeozoenfauna in einer so gewaltigen Weise beeinflußt hat, und

daß sich dieser Gegensatz nur als Folge einer tiefgehenden organischen Fortentwicklung und Umbildung zeigt. Zu den schon sozusagen normal spezialisierten heterometabolen Formen moderner Ordnungen treten nun holometabole Formen in schnell sich vergrößerndem Umfange.

Schon unter den bekannten 27 Triasinsekten befinden sich 21 Holometabolen: 19 *Coleoptera* und 2 *Megaloptera* (Sialiden). Daraus folgert Handlirsch, daß in der Trias außer schon echten Odonaten und Orthopteren wahrscheinlich auch niedere Panorpaten und echte niedere *Neuroptera* vorhanden waren, die dann im Lias und Malm des folgenden Jura eine Blütezeit erleben mit teils abenteuerlichen Formen, die den heutigen Neuropterenfamilien noch nicht angehören trotz entschiedener Anklänge, während die bekannt gewordenen tertiären, also jüngeren Formen sich fast unmittelbar den heutigen Familien wenigstens als Gattungen einreihen lassen.

Auch Phryganoiden und Dipteren sind schon im Lias, im braunen Jura Schmetterlinge und im Malm Hymenopteren von höherer Form, deren Anfänge also ebenfalls mindesten im Lias oder in der Trias liegen müssen.

Alle Funde drängen also zu der Erkenntnis, daß die Holometabolie in der Wendezeit vom Palaeozoicum zum Mesozoicum, teilweise vielleicht erst in der Liaszeit entstanden ist. Das ziemlich gleichzeitige, also wohl gleichgründige, Auftreten aller verschiedenen holometabolen Ordnungen spricht außerdem noch für eine heterophyletische Entstehung derselben, die aus anderen Gründen schon oben gefolgert worden war.

Ursachen der Entstehung der Holometabolie.

Dann ist die Frage nach den Ursachen für die Entstehung der Holometabolie zu betrachten. Dies führt Handlirsch zunächst zu der Frage: Was ist die Holometabolie? Ist sie eine Anpassung an eine bestimmte Lebensweise der Larve oder eine Anpassung an bestimmte klimatische Verhältnisse? Oder ist sie die Wirkung einer inneren Ursache, die vielleicht orthogenetisch eintrat?

In dem letzten Falle müßte wohl eine allgemeine Holometabolie aller Insekten aufgetreten sein. In Wirklichkeit ist aber nur ein Teil der Formen, der zunächst klein war und erst später, von der Kreide an, sich zum Hauptteil aller Insekten erweiterte, holometabol geworden, während die alten heterometabolen Reihen sich nebenher bis heute weiter entwickelten.

Also muß eine äußere Ursache vorhanden gewesen sein, wie

oben gesagt, etwa eine bestimmte Lebensweise der Larve, vielleicht die Anpassung an Phytophagie. Dies kann aber ebenfalls nicht die Ursache sein, denn auch heterometabol gebliebene Formen sind phytophag geworden wie Acridier, Phasmoiden, Homopteren, und andererseits sind auch holometabol gewordene Formen carnivor geblieben, also primär carnivor wie die Neuropteren.

Auch Endophagie, Wasserleben und subterranes Leben, Parasitismus kommen aus ähnlichen und anderen Gründen nicht in Betracht. Und es bleibt zuletzt nur die Annahme übrig, daß ein meteorologischer Faktor die Ursache der Holometabolie war. Klimatische Verhältnisse müssen die bedingende Ursache bei einer Reihe von Formen in bestimmten Gegenden gewesen sein, während andere Formen in anderen Gegenden nicht von einem solchen lokal wirkenden Faktor getroffen wurden und daher heterometabol blieben.

Natürlich drängt sich hierbei sofort die Frage in den Vordergrund der Betrachtung: Kann das Klima überhaupt einen Einfluß auf die Gestaltung von Insektenformen ausüben? Worin zeigt sich dies heute? Beweisen die Funde erdgeschichtlicher Perioden der Vorzeit dasselbe? Zeigen auch andere Tierformen dieselben Einwirkungen in Vergangenheit und Gegenwart? Kann diese Frage in überzeugender Weise bejahend beantwortet werden, so wird das Klima zweifellos als ein entscheidender Faktor in Rechnung zu stellen sein, sobald Klimaänderung und zugleich eine auffallende Gestaltveränderung bei Tierformen auftritt, besonders wenn andere Ursachen als nichtentscheidend fortfallen.

Diese Frage und ihre Folgerungen sind nun von Handlirsch vortrefflich und auf Grund eines umfangreichen Materials mit großer Umsicht und Sorgfalt bearbeitet worden.

Das Resultat ist folgendes. Die Riesenformen, die wir in verschiedenen Insektengruppen finden, sind sämtlich Tropen- oder Subtropenbewohner; in kälteren Zonen kommen einzelne große Formen vor, die aber immer noch klein im Vergleich mit den Riesenformen der Tropen und nur Reliktformen aus wärmerer Zeit sind. Folglich begünstigt warmes Klima das Entstehen großer Formen, womit nicht gesagt ist, daß nun alle Formen in den Tropen groß sein müssen. Große Formen lassen also umgekehrt auf ein warmes Klima, das Fehlen großer Formen auf ein kaltes Klima schließen.

Die Untersuchung der fossilen Formen ergibt nun in dieser Hinsicht folgende Tatsachen. Die gesamte Insektenfauna des unteren und mittleren Obercarbon war eine Riesenfauna von im Durchschnitt 51 mm Flügellänge, die im oberen Obercarbon auf 20 mm und im Perm auf 17 mm sinkt. In der Trias scheint keine

weitere Abnahme zu sein, dafür folgt wieder im Lias ein weiteres Sinken auf 11 mm und nun im oberen Jura wieder ein Ansteigen auf 22 mm durchschnittliche Flügellänge.

Ähnliches zeigt sich bei anderen Tierformen, z. B. bei den Riffkorallen, die heute nur in warmen Meeren leben, in unseren Breiten im Carbon vorhanden sind, im Perm fehlen, in der Trias wieder reich vorhanden sind, im Lias nur in den untersten Schichten da sind, in den oberen fehlen, um dann im oberen Jura wieder besonders reich auftzutreten, in der unteren Kreide selten, in der mittleren und im Alttertiär reichlich, im Jungtertiär spärlich sind und im Pliozän nur noch im Süden leben.

Diese Schwankungen zeigen eine in großen Zeiträumen sich entwickelnde Wiederkehr, so daß sie nur als Wirkungen einer in großen Zeiträumen für bestimmte Gegenden dauernd wirksamen Kraft, einer äußeren hier allgemein wirkenden Ursache: eines Klimawechsels mit für die Insekten günstigen und weniger günstigen Zeiten gedacht werden können.

Es muß also mit Handlirsch aus seinen berechneten Durchschnittsgrößen und der Annahme einer Wechselbeziehung des Klimas und der Insektengröße angenommen werden, daß einmal, vielleicht zweimal zwischen wärmeren Zeiten eine Kältezeit oder Trockenzeit auftrat, die mit ihren ungünstigeren Bedingungen entscheidend für die Ausbildung der Holometabolie auftrat und damit einen neuen gewaltigen Anstoß zur Entstehung unendlich zahlreicher Spezialisationen und zu einer energischen Differenzierung in neue bis dahin unbekannte Ordnungen, unsere modernen holometabolen Ordnungen, gab. Diese stehen daher nur mit ihren allerältesten, noch ursprünglichsten Vorfahren in einer schon damals losen Verwandtschaft zu den Vorfahren der heterometabolen Ordnungen, aber nicht aus e i n e m Wurzelstamm, sondern aus mindestens 3, wahrscheinlich mehr Übergangsordnungen als Stämmen, also heterophyletisch, wahrscheinlich polyphyletisch. Unter ihnen stehen die Neuropteren mit ihrem in einer Hinsicht noch heute primitiven Geäder und anderen ursprünglichen Erscheinungen und ihrer primär carnivoren Lebensweise, wie auch mit ihrer noch unbekannten selbständigen Ableitung ganz isoliert da. Man könnte sie als die älteste holometabole Ordnung, die heute wenigstens in manchen Gruppen nur noch als Reliktgruppe besteht, betrachten.

Es könnte hier der Einwand erhoben werden, daß bei dieser Annahme eines Klimawechsels als Ursache der Holometabolie alle Insekten hätten holometabol werden müssen. Es ist aber zu beachten, daß, wie schon angedeutet wurde, ein solcher Klimawechsel nicht gleichzeitig auf der ganzen Erdoberfläche stattfinden

konnte, sondern nur in bestimmten davon betroffenen Zonen, die sich hierbei eben herausbildeten, und daß die thermophilen Übergangsordnungen mit thermophilen Nachkommen in wärmeren Zonen ihre Heterometabolie ungestört weiter behalten konnten, während einzelne Formen, wie Odonaten, Perliden, Ephemeriden mit ihrem Larven-Wasserleben auch in kälteren Zonen unabhängig vom Klima heterometabol bleiben konnten. Daß die Heterometabolen der wärmeren Zonen später nach Aufhören der Ungunst des Klimas in die wieder wärmer gewordenen Zonen zurückwandern konnten, in denen vorher ein Teil von ihnen ausgestorben war, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ähnliche Erscheinungen zeigen sich ja auch in der übrigen Tierwelt wie auch in der Pflanzenwelt.

Die Annahme einer Klimaschwankung in den aus den Flügellängenschwankungen sich ergebenden kritischen Zeiten ist nun in der Tat nicht nur eine Spekulation, sondern durch objektive Tatsachen begründet, die heute wissenschaftliches Allgemeingut sind und in jedem Handbuch der Geologie und Palaeogeologie nachgelesen werden können. Handlirsch führt als solche an: die Eiszeitspuren gegen Ende des Palaeozoicums, die Wüstenbildungen in der Permzeit, das Auftreten von Jahresringen in den Koniferenstämmen am Ende der Carbonzeit, das Verschwinden der riesigen Equisetaceen am Ende der Trias.

Wie führte ungünstiges Klima zur Holometabolie?

Es ist noch kurz zu erörtern, wie die Holometabolie eine Folge eines während einer ganzen geologischen Periode wirkenden schlechteren Klimas, mag es nun durch Kälte oder Dürre wirken, sein kann.

Die Entwicklung eines Lebewesens ist die allmähliche Ausreifung zur geschlechtlichen Reife und zur Ausbildung aller Organe zu sämtlichen Funktionen, die der Fortpflanzung und Sicherstellung der Nachkommenschaft dienen, während alle vorbereitenden Stadien im weitesten Sinne Larvenstadien mit nur den zur Ernährung und zur Baustoffgewinnung nötigen Freßorganen sind.

Bei dem Eintritt schlechteren Klimas ist es der beste Ausweg für die Sicherung des Endresultates, das Fressen zu beschleunigen, die Fraßperiode abzukürzen und die sonst allmähliche Entwicklung sämtlicher definitiven Organe in eine kürzere oder längere „Ruhezeit" mit völligem inneren und äußeren Umbau der schon im Ei angelegten Keimstellen aus den angehäuften Baustoffen zu verlegen, d. h. die Anpassung an nahrungsarme Jahreszeiten mittels eines Puppenstadiums oder: die Holometabolie. Futtermangel ist also das Zwangsmittel ungünstiger Klimazeiten zur Annahme der Holometabolie.

Daß hierbei die Entwicklung der Flügel eine besondere Rolle spielt, ist wohl klar, wird sie doch schon bei den heterometabolen Formen weit hinausgeschoben. Daß unter den so gänzlich verschobenen Bedingungen und Anforderungen an die Leistungsfähigkeit der Larvenorgane für schnellen und ausschließlichen Fraß eine anfänglich geringere, später bedeutendere einseitige Larvenspezialisation, ja für einzelne besondere Zwecke eine ganz von der späteren, eigentlichen Imagoform abweichende Bildung sich in den verschiedenen holometabolen Ordnungen entwickelte, und zwar derartig, daß Larve und Imago völlig verschiedene, ganz unähnliche Geschöpfe sind, ist ebenfalls nunmehr einleuchtend. In dieser Hinsicht nehmen wieder die Neuropteren eine bedeutungsvolle Stellung ein. Es spricht wieder für den Scharfblick Burmeisters, daß er die Neuropteren nicht holometabol einschätzte, sondern nur als hemimetabol und damit den Gipfelpunkt seiner Gymnognathen-Reihe erhielt. Er meinte, daß die Larven der Neuropteren mit ihrer Imagoform eine so große Ähnlichkeit haben, daß nicht von einer Holometabolie die Rede sein könne. Und er hat in der Tat bis zu einem gewissen Grade recht. In der Tat ist der Körper der Neuropteren noch recht primitiv: larvenähnlich in mancher Hinsicht; kommen doch bei ihnen sogar noch laufende Puppen vor.

Auch nach einer anderen Richtung sah er sehr klar. Gerade die niedrigsten Formen der Neuropteren führen im Larvenstadium ein Wasserleben, womit sie sich ihren vermuteten amphibischen Stammformen unmittelbar anschließen. Dies war bekanntlich auch ein Grund für Burmeisters Auffassung. Heute ist es wenigstens ein Charakteristikum für die Sonderstellung der Neuropteren.

Es bleibt nun noch die Organisation und Systematik der **Echten Neuropteren** zu besprechen, die von Handirsch als

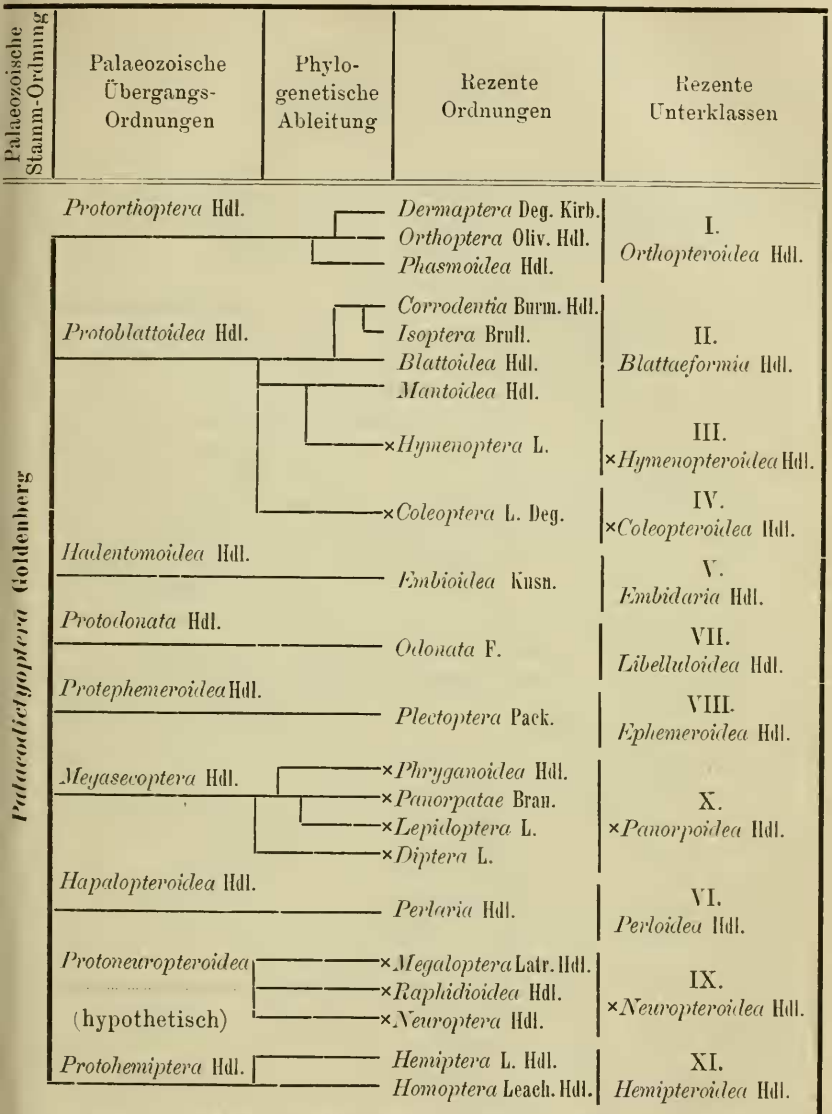
IX. Unterklasse: *Neuropteroidea* Hdl.

zusammengefaßt und in 3 Ordnungen gebracht werden:

Megaloptera **(Latr.) Hdl.** ***Raphidioidea*** **Hdl.** ***Neuroptera*** **Hdl.**

Anmerkung. In liebenswürdigem Plauderton vermittelt soeben W. Bölsche die wissenschaftlichen Ergebnisse Handlirschs dem Laien in volkstümlicher Darstellung unter dem Titel: Stammbaum der Insekten (Kosmos-Band).

In einer kurzen Besprechung gibt hierzu H. Bickhardt ein Stammbaum-Schema in „Entomogische Blätter" XIII. 1—3. p. 54—55. 1917.



Tafel I. **Klasse *Pterygogenea* Brauer (Insecta s. str.).**
Natürliches System, schematisch nach Handlirsch Stammbaum IX.
(× = Holometabole Gruppen.)